Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg

(I. II.)

von

J. Wiesner,

w. M. k. Akad.

Vorbemerkung.

Die Hauptaufgabe, welche ich während meines Aufenthaltes in Buitenzorg zu lösen mir vorgesetzt, besteht in dem Studium des Einflusses der Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanze.

Die Resultate der diesbezüglichen Untersuchungen werde ich später besonders veröffentlichen.

Unter obigem Titel soll eine Reihe kleinerer hier durchgeführter Arbeiten mitgetheilt werden, welche sich auf andere Gebiete der Pflanzenphysiologie beziehen.

Dass ich meine freie durch die photometrischen Untersuchungen nicht absorbirte Zeit möglichst ausnützte, um die Lebensvorgänge der Pflanze auch in anderer Hinsicht kennen zu lernen, wird man begreiflich finden, wenn man erwägt, wie wenig die pflanzenphysiologische Forschung bisher in den Tropen betrieben wurde und welcher überreiche Stoff hier dem Botaniker dargeboten wird.

Mannigfaltig, vielgestaltig und intensiv entfaltet sich das Pflanzenleben in den Tropen, wesshalb von vornherein die Hoffnung vorhanden ist, gerade hier die Lösung vieler physiologischer Fragen mit Aussicht auf Erfolg anbahnen oder weiterführen zu können.

Die nachfolgenden Mittheilungen enthalten nicht vereinzelte Beobachtungen; dieselben sind vielmehr bestimmt, kleinere zusammenhängende Untersuchungen, deren Resultate mir von Interesse erscheinen, in Kürze wiederzugeben.

Einige der folgenden Artikel haben den Charakter vorläufiger Mittheilungen, was an der betreffenden Stelle stets angemerkt werden soll.

Ich hoffe durch diese Mittheilungen im Vereine mit den oben genannten photometrischen Untersuchungen zeigen zu können, welchen grossen Nutzen der Aufenthalt in den Tropen dem Pflanzenphysiologen gewährt, indem — abgesehen davon, dass zahlreiche Lebenserscheinungen der Pflanze nur hier zu beobachten sind — viele Fragen hier eine vollständigere Lösung finden können, als in der gemässigten Zone. Manche Erscheinung, die in der gemässigten Zone sich tief verhüllt, tritt uns hier in leicht fassbarer Form entgegen, wie die folgenden Mittheilungen mehrfach zeigen werden.

Ich benütze diese Gelegenheit, um der hohen Akademie für die Gewährung der Mittel zur Reise nach Java meinen ergebensten Dank auszudrücken.

Zugleich danke ich dem hochverdienten Director von 's Lands-Plantentuin in Buitenzorg, Herrn Dr. M. Treub für die grosse Unterstützung bei allen meinen hierortigen Arbeiten, und fühle mich auch verpflichtet, den Abtheilungsvorständen des Buitenzorger botanischen Gartens, den Herren Dr. Janse, Dr. van Romburgh und Inspector Wigman für ihr freundliches, hilfreiches Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse.

Es ist bekannt, dass die Blätter zahlreicher Gewächse eine bestimmte unveränderliche Lage zum Lichte einnehmen, die nur während des Wachsthums der betreffenden Organe, wenn sich aus irgend welcher Ursache eine Änderung der Beleuchtungsverhältnisse eingestellt hat, geändert wird.

Diese eigenthümliche Richtung der Blätter gegen das Licht, welche man nach meinem Vorschlage als »fixe Lichtlage der

Blätter« bezeichnet, ist rücksichtlich der Pflanzen des gemässigten Klimas von mir eingehend studirt worden.[1]

Es wurde gefunden, dass die fixe Lichtlage der Blätter dieser Gewächse in der Regel[2] durch das stärkste diffuse Licht des Standortes bedingt werde, in der Art, dass jedes Blatt, das die fixe Lichtlage gewinnt, die Tendenz hat, sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm dargebotenen Areals zu stellen.

Es war ein naheliegender Gedanke, die bei Tropengewächsen sich einstellende fixe Lichtlage zu studiren, besonders um zu erfahren, wie sich das Laub dieser Pflanzen unter den extremen Verhältnissen der daselbst herrschenden Bestrahlung benimmt.

In Bezug auf die fixe Lichtlage des Laubes der Tropenbäume gibt es einige höchst auffällige Erscheinungen, welche dem aufmerksamen in physiologischen Dingen unterrichteten Botaniker nicht entgehen können. So hat Prof. G. Haberlandt während seines Aufenthaltes in Buitenzorg bemerkt, dass das Laub mancher Bäume des Tropengebietes sich so orientirt, dass es der Wirkung starken Sonnenlichtes entzogen ist, und hat daraus die Ansicht abgeleitet, dass in den Tropen die Verhältnisse der fixen Lichtlage der Blätter andere seien als in unseren Gegenden.

»Das tropische Laubblatt — sagt der genannte Autor — hat weit mehr (als das der gemässigten Vegetationsgebiete) mit der directen Insolation zu rechnen und sich vor den nachtheiligen Folgen derselben zu schützen. Es nimmt gewöhnlich eine solche Stellung an, dass die Strahlen der höher stehenden Sonne unter spitzem Winkel die Blätter treffen.[3]«

Ich nahm bald nach meinem Eintreffen in Buitenzorg (10. November 1893) die Studien über die fixe Lichtlage der

---

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen. II. Theil. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. 43 (1880) Separat-Abdruck S. 39—46.

[2] In der eben genannten Abhandlung habe ich bereits auf einige Ausnahmsfälle hingewiesen.

[3] G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. Leipzig, 1893. S. 110 und 111.

Blätter in Angriff und habe etwa hundert Gewächse verschiedener Verwandtschaftskreise und von verschiedenem biologischen Charakter nach dieser Richtung genau untersucht. Ich glaube nunmehr ein genügend grosses Beobachtungsmateriale gesammelt zu haben, um die thatsächlich bestehenden Verhältnisse überblicken zu können.

Ich habe in erster Linie die einheimischen (westjavanischen) Holzgewächse, aber auch im Buitenzorger botanischen Garten cultivirte Bäume und Sträucher anderer tropischer Vegetationsgebiete in der genannten Richtung geprüft.

Ich wählte zu meinen Versuchen solche Gewächse aus, deren Blattspreiten von nahezu ebenen Flächen begrenzt sind, um die Orientirung des Blattes zum Lichte mit möglichster Genauigkeit feststellen zu können.

In Bezug auf die Methode der Untersuchung bemerke ich, dass ich im Wesentlichen so wie bei meinen früheren Studien über diesen Gegenstand vorging, indem ich die Richtung des Blattes zum diffusen Lichte photometrisch ermittelte.[1] In jenen Fällen, in welchen eine Beziehung der fixen Lichtlage des Blattes zum diffusen Lichte ausgeschlossen war, wurde der Einfluss des directen Sonnenlichtes, indess ohne photometrische Bestimmung, ermittelt, und es wurde der in der Blattlage zum Ausdruck kommende Effect (Neigung der Blattfläche gegen den Horizont) geschätzt oder gemessen. Selbstverständlich kamen nur jene Fälle der Blattlage in Betracht, in welchen constatirt werden konnte, dass es das Licht ist, welches während des Blattwachsthums die Fixirung der Lage bewirkt.

Wenn man nur durch den Augenschein sich leiten lässt, so erhält man beim Anblick der überaus zahlreichen Gewächse des Buitenzorger botanischen Gartens den Eindruck, als würde eine Orientirung des Laubes nach dem diffusen Tageslichte gar nicht vorhanden sein, die Gewächse vielmehr die Tendenz haben, ihr Laub schräg oder parallel zum stärksten directen Lichte zu stellen, also die starke directe Bestrahlung zu vermeiden, aber eine schwächere directe Bestrahlung aufzusuchen.

---

[1] J. Wiesner, l. c. II. Theil. Separat-Abdruck S. 41—43.

Wenn man aber die Verhältnisse an der Hand genauerer Versuche prüft, so kommt man zu einem anderen Resultate. Der Fall, dass ein Gewächs auf das diffuse Licht durch die Blattlage gar nicht reagirt, ist ein seltener. Nur bei jungen oder schwächlichen Exemplaren von tropischen Bäumen und Sträuchern, ferner bei einigen sehr schlanken oder sehr schütter beblätterten Holzgewächsen, bei welchen, sonnigen Stand vorausgesetzt, jedes einzelne Blatt lange andauernder Sonnenbeleuchtung ausgesetzt ist, ist er zu beobachten. Derartige schlanke oder dünn beblätterte Holzgewächse sind aber dem feuchtheissen Tropengebiet fast gänzlich fremd. Gewöhnlich ist reichliche Ausbreitung des Geästes mit ansehnlicher, wenn auch nicht gerade immer sehr dichter Belaubung.

Der gewöhnliche Typus des freistehenden Tropenbaumes ist rücksichtlich der fixen Lichtlage gegeben durch Sonnenblätter, d. i. in der Peripherie der Krone gelegene, der directen Besonnung reichlich ausgesetzte Laubblätter, welche den Strahlen hohen Einfalles ausweichen und welche in ihrer Lage durch directes Licht fixirt werden, und zweitens durch Schattenblätter, welche im Inneren der Krone gelegen, nur vorübergehender Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellen. Diese Eigenthümlichkeit der Schattenblätter kann allerdings erst durch photometrische Prüfung festgestellt werden; allein sie gibt sich häufig schon dadurch zu erkennen, dass die im tiefsten Schatten stehenden Blätter sich genau horizontal stellen, indem sehr häufig das stärkste auf solche Blätter fallende diffuse Licht vom Zenith einfällt.

Dieser gewöhnliche Typus ist ferner dadurch charakterisirt, dass die Laubblätter selbst im ziemlich herangewachsenen Zustande schlaff herabhängen und die Erreichung der fixen Lichtlage durch eine Aufwärtsbewegung herbeigeführt wird, während bei den Gewächsen der gemässigten Länder gewöhnlich eine Abwärtsbewegung zur fixen Lichtlage führt. Es kömmt indess, wie ich weiter unten zeigen werde, auch bei manchen Tropengewächsen die fixe Lichtlage in der zuletzt angegebenen Weise zu Stande.

Da die fixirte Lichtlage durch ein complicirtes Zusammenwirken von Vorgängen hervorgerufen wird, die theils in der Organisation der Pflanze begründet sind, theils auf der Einwirkung äusserer Kräfte beruhen, so wird man in Hinblick auf die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der tropischen Vegetation es wohl begreiflich finden, dass auch in Bezug auf die fixe Lichtlage der Blätter eine grosse Mannigfaltigkeit herrscht. Manches, was in unseren Gegenden sich als Ausnahme zeigt, ist bei tropischen Gewächsen etwas gewöhnliches; es kommen aber diesbezüglich auch Typen zu Stande, welche bei uns fehlen.

Ich habe bisher bezüglich der fixen Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse zwei Typen angeführt. Es sind ausser diesen noch zwei andere zu unterscheiden: das typische Unterholz und die im Schatten anderer Bäume befindlichen Bäume und Sträucher, welche ihr Laub senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des den einzelnen Blättern zugewiesenen Lichtareals stellen, und endlich freistehende Bäume, welche das gleiche Verhalten darbieten, also in Bezug auf die fixe Lichtlage der Blätter unseren gewöhnlichen Gewächsen gleichwerthig sind.

Ich gebe im Nachfolgenden nur eine Auswahl aus meinen Beobachtungen.

1. Gewächse, deren Blätter auf freiem Standorte die fixe Lichtlage erreichen, wenn die Blattfläche sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht gestellt hat:

Aegle Marmelos Corr. Rustacee. Java.

Bambusa sterilis Krz. und andere Bambusen.

Flacourtia sapida Roxb. Flacourtianee auf Java und Sumatra.

Hedycarpus cauliflora Hassk. Sumatranische Euphorbiacee.

Ilex cymosa Blume. Ilicacee. Java.

Myristica fatua Houss. Molukken. Myristicacee.

Nauclea fragilis T. et B. Rubiacee. Amboina.

Pavetta. Die Mehrzahl der zahlreichen javanischen Species dieser Rubiacee. *P. pulcherrima* gehört, wie weiter unten dargelegt werden wird, einem anderen Typus an.

Pisonia alba Spanoghe. Molukken. Nyctaginee. In Indien allenthalben in Gärten cultivirt.

Prunus javanica Miq. Amygdalee.

Sideroxylon indicum Brck. Sapotacee.

Triphasia trifoliata DC. Aurantiacee. Sundainseln.

Unona discolor Vahl. Anonacee auf Java und Sumatra.

Urostigma Rumphii Miq. Artocarpee. Molukken.

Vatica bantamensis Hook. Dipterocarpee.

Die meisten diesem Typus angehörigen Bäume und Sträucher nähern sich nicht nur in Folge der specifischen fixen Lichtlage des gesammten Laubes unseren gewöhnlichen Holzgewächsen; sie stimmen mit diesen häufig auch insoferne überein, als die jungen Blätter nicht weit herabhängen, sondern, wie dies bei unseren Bäumen und Sträuchern Regel ist, etwa in der Richtung der tragenden Axe die Knospe verlassen, und ohne passiv herabzusinken, sofort jenen Wachsthumsrichtungen folgen, welche schliesslich zur fixen Lage führen. Als hierher gehörige Beispiele führe ich an: *Triphasia trifoliata, Ilex cimosa*, *Glycomis pentaphylla* Colebr., eine um Buitenzorg auch wildwachsende Aurantiacee, *Pisonia alba* und *P. silvestris, Pavetta alba.*

Es gehören diesem Typus auch Gewächse an, deren Blätter, nachdem sie die Knospe verlassen haben, lange im weichen Zustande verharren, trotzdem sie eine beträchtliche Länge erreicht haben, passiv herabhängen und erst gegen das Ende der Wachsthumsperiode in die oben genannte fixe Lichtlage übergehen. Als hierher gehörige Beispiele führe ich an:

Flacourtia Rukam S. et M., *Pavetta arborea* Bl., *Melodorum bancarum* Dun. (Anonacee.)

2. Gewächse, deren Blätter auf schattigem Standorte die fixe Lichtlage erreichen, wenn die Blattfläche sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht gestellt hat:[1]

---

[1] Wenn diese Gewächse sonnigen Standort überhaupt vertragen, so ordnen sie sich auf demselben keinem der anderen Typen klar unter, wesswegen es mir zweckmässig schien, für dieselben einen besonderen Typus aufzustellen.

Cocculus laurifolius DC. (Menispermacee). Java. Auch andere schattenständige *Cocculus*-Arten, z. B. *C. angustifolius* Hassk.

Coffea arabica L. Rubiacee aus Sudan, auf Java seit 1687 cultivirt.[1] Wird bekanntlich unter dem Schutze anderer Bäume cultivirt. Auch die von mir im botanischen Garten zu Buitenzorg beobachteten Individuen waren als Unterholz gezogen.

Galphinia glauca Cavon. Mexicanische Melpighiacee.

Garcinia javanica Bl. Guttifere.

Grewia inaequalis Bl. Java.

Helicteres javanica Bl. und andere schattenständige Species dieser Sterculiacee.

Psychotria aurantiaca L. In den Tropen cultivirte Rubiacee.

Olea fragrans Bl. In Indien häufig cultivirt. Heimat unsicher.

Scaevola Königii Vahl. Im indischen Küstengebiet einheimische Goodeniacee.

Symplocos fasciculata Zoll. Javanische Styracacee.

Fast alle als Unterholz auftretenden tropischen Holzgewächse, welche ich im Buitenzorger botanischen Garten zu beobachten Gelegenheit hatte und die überhaupt die fixe Lichtlage gewinnen, gehören diesem Typus an. Die einzige von mir beobachtete Ausnahme bildete *Stadmannia Gheisbreghtii* Verschaff., deren Blätter selbst auf tief schattigem Standort bei verticalem Einfall des stärksten diffusen Lichtes deutlich bis stark nach abwärts gerichtet waren. Die Abwärtsbewegung der Blätter ist gewiss keine einfach passive. Ob aber die Blätter dieser Pflanze durch vorübergehendes Sonnenlicht oder durch ein relativ schwaches diffuses Licht dirigirt werden, konnte ich nicht entscheiden.

So weit meine Erfahrungen reichen, hängen die Blätter der diesem Typus angehörigen Gewächse im Jugendzustande nicht passiv herab, sondern treten in der Richtung der Sprossaxe hervor und gehen aus dieser Stellung alsbald in die fixe Lichtlage über.

3. Gewächse, deren Blätter im Umfang der Krone sich nach dem directen, im Inneren der

[1] Miquel, Flora von Nederl. Ind. Bd. III, S. 305.

Krone nach dem stärksten diffusen Lichte orientiren:

Acer laurifolium Hassk. und andere indische *Acer*-Arten. Sonnenblätter nach abwärts gerichtet.

Atalantia puberula Miq. Indische Rutacee. Sonnenblätter aufgerichtet.

Brownea hybrida, Leguminose.

Glycosmis simplicifolia Spreng. Rutacee. Java u. a. auch in der Nähe von Batavia.

Limonia bilocularis Korb. Indische Rutacee. Sonnenblätter stark aufgerichtet.

Limonia sp. Indien. Sonnenblätter abwärts gerichtet.

Oxymitra cuneiforme Bl. Anonacee. Sundainseln.

Polyalthia longifolia B. et H. Ein zu den Anonaceen gehöriger Baum, der in tropischen Gärten und Anlagen, auch als Alleebaum (z. B. in Bombay) häufig cultivirt wird. Die Blätter sind in der fixen Lage in meist spitzen Winkeln nach abwärts gerichtet. Die Winkel, welche die in fixer Lichtlage befindlichen Blätter einschliessen, schwanken zwischen 0 und 180°.

Auch mehrere andere *Polyalthia*-Arten zeigen das gleiche Verhalten. Doch nicht alle; so richtet sich das Laub von *P. littoralis* B. et H. nach dem stärksten diffusen Lichte.

Popowia pisocarpa Endl. Anonacee. Java. Lichtlage wie bei *Polyalthia longifolia*.

Strombosa javanica Bl. Javanische Olacacee. Sonnenblätter nach abwärts ausweichend. Nur im tiefsten Schatten der Krone richten sich die Blätter nach dem stärksten diffusen Lichte.

Es ist schon erwähnt worden, dass gerade dieser Typus der im Buitenzorger Gebiete vorherrschende ist, und derselbe dürfte unter den Gewächsen, die die fixe Lichtlage überhaupt erreichen, im feucht-warmen Tropengebiete der vorherrschende sein.

Am häufigsten wird man den Fall finden, dass das junge, aber schon stark herangewachsene turgorlose Laub nach abwärts hängt, mit dem Eintritt der Turgescenz sich mehr oder weniger stark hebt, also durch Aufwärtsbewegung in die fixe Lichtlage geräth, indem das geotropisch aufstrebende Blatt

durch das Licht in dieser seiner Bewegung gehemmt wird. *(Polyalthia, Brownea* etc.) Dass aber auch Holzgewächse aus dem feuchten Tropengebiet ein Laub besitzen können, welches aus der Richtung der Sprossaxe direct, d. i. ohne nach abwärts zu sinken, in die fixe Lichtlage geräth, also in der Regel durch eine (auf Epinastie und negativem Heliotropismus beruhende) Abwärtsbewegung, mögen folgende Beispiele belegen: *Atalantia puberula, Glycosmis simplicifolia* und *Exostemma longiflora* R. et S. (Rubiacee.)

4. Gewächse, deren Blätter nur unter dem Einflusse des directen Sonnenlichtes die fixe Lichtlage gewinnen.

Die Zahl dieser Gewächse ist, wie schon früher angedeutet wurde, eine kleinere als es bei flüchtiger Betrachtung scheinen möchte. Junge oder schwächliche Exemplare von Bäumen und Sträuchern, welche bei weit vorgeschrittener Entwicklung sich entschieden als dem vorhergegangenen Typus angehörig erweisen, scheinen sich diesem vierten Typus unterzuordnen. Sehr deutlich habe ich das bei *Gonocaryum pyrosperma* Scheff., einer aus Amboina stammenden Olacacee gesehen. Selbst grosse Bäume dieser Art, aber mit sehr schütterer Belaubung, orientiren unter dem directen Einfluss des Sonnenlichtes alle ihre Blätter vertical oder nahezu vertical nach abwärts. Aber im Inneren der Krone gut belaubter Bäume dieser Species stellten sich die Blätter senkrecht auf das stärkste diffuse Licht, wobei nicht selten die horizontale Richtung erreicht wurde.

Als gute Beispiele dieses vierten Typus möchte ich bezeichnen:

Eine nicht bestimmte Species von *Lausium* (Rubiacee) aus Java von pappelartigem Habitus, deren Blätter unter Winkeln von 30—120° nach abwärts gerichtet waren.

Otophora pubescens Bl. Sapindacee aus Borneo. Eine dichte Belaubung kömmt bei diesem Gewächs nicht vor, da die (gefiederten) Blätter schopfartig am Ende langer kahler Äste in nur geringer Zahl stehen. Die Fiederblättchen dieses Baumes sind unter einem Winkel von etwa 25—100° nach abwärts geneigt.

Pavetta pulcherrima T. et B., eine tropische Rubiacee, deren Blätter durchaus eine fast vertical nach abwärts gekehrte

Lage angenommen hatten. Dabei ist zu bemerken, dass das jugendliche Blatt in einer nach aufwärts gerichteten Lage die Knospe verlässt, mithin durch eine sehr weitgehende bis 180° reichende Bewegung erst in die fixe Lichtlage gebracht wurde.

Ich lasse hier noch einige Beobachtungen über die fixe Lichtlage der Blätter tropischer Lianen folgen. Dieselben machen in dem ungemein reich besetzten Kletterpflanzenquartier des Buitenzorger Gartens bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck, als würden ihre Blätter gewöhnlich durch directes Sonnenlicht in die fixe Lichtlage kommen. Allein bei genauerer Untersuchung findet man alsbald, dass auch diese Pflanzen sich nicht anders als die übrigen tropischen Gewächse verhalten. Indem man die den Stamm der Stützpflanzen oft dicht bedeckenden häufig vertical gestellten Blätter der Liane betrachtet, kömmt man leicht zu der Ansicht, dass dieselben durch die verticale Lage sich vor der Wirkung der Zenithstrahlen schützen. Es ist aber von vornherein klar, dass diese Blätter auch auf das stärkste diffuse Licht durch die angenommene fixe Lage reagirt haben konnten, denn das stärkste diffuse Licht, welches ein dicker aufrechter Stamm mit überschattender Krone empfängt, fällt in der Regel senkrecht auf die Stammoberfläche ein.

Thatsächlich verhält sich die Mehrzahl der Lianen in Bezug auf die fixe Lichtlage der Blätter so wie die Mehrzahl der tropischen Holzgewächse, indem auch hier die Sonnenblätter durch directes, die Schattenblätter durch das stärkste diffuse Licht orientirt werden. Da aber begreiflicherweise im botanischen Garten die Kletterpflanzen meist relativ nicht sehr dicht belaubt sind, da man sie oft an verhältnissmässig dünnen Stützen zieht — man kann in der Cultur nicht jeder der Hunderte von Lianenspecies einen stark entwickelten Baum zur Stütze geben — so kömmt es an solchen Individuen häufig nur zur Entwicklung von Sonnenblättern, und solche Exemplare können nicht lehren, wie sich die Blätter verhalten, welche nur vorübergehend oder gar nicht von den directen Sonnenstrahlen getroffen werden.

Ich habe unter sämmtlichen von mir beobachteten Lianen nur eine gefunden, welche ihre Blätter ausschliesslich nach dem

directen Sonnenlichte zu orientiren scheint. Es war dies ein kräftig entwickeltes Exemplar von *Embelia pergamacea* Juss. (Myrsinacee): Sämmtliche Blätter dieser Liane waren stark, bis vertical nach abwärts gekehrt; die hier constatirte fixe Lichtlage stand aber in keiner Beziehung zum stärksten diffusen Lichte, wie die photometrische Messung lehrte; es musste mithin das directe Licht zur fixen Lage der Blätter führen. Die untersuchte Pflanze hatte factisch nur Sonnenblätter; ob dieselbe bei noch reichlicherer Entwicklung oder an einem anderen Standort auch Schattenblätter in dem mehrfach genannten Sinne zu bilden vermag, konnte ich nicht entscheiden.

Als Beispiel von im Schatten stehenden Lianen, welche ihre Blätter ausschliesslich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellen, nenne ich *Wollastonia glabrata* DC. (Composite, Tribus: Helianthoideae; Java).

Von Lianen, welche auf sonnigem Standort ihre Blätter so richten wie dies in der gemässigten Zone Regel ist, seien hervorgehoben: *Allamanda cathartica* DC. (Apocynee) und *Leuconotis eugenifolius* A. DC. (Apocynee).

Blätter, welche durch directes Sonnenlicht und andere, welche durch das stärkste diffuse Licht orientirt werden, kommen z. B. vor bei *Pereskia grandifolia* Ham. (Brasilianische Cactee), *Pycnarrhena planifolia* Miers. (Menispermacee) u. v. a. In den beiden genannten Fällen erreichen die Sonnenblätter die nach abwärts gerichtete Lage.

Bei Lianen mit schwankenden Zweigen, wie z. B. bei *Bignonia speciosa* Hook., B. venusta Ker., *Cryptoleptis laxiflora* R. Br. (Apocynee) kömmt selbstverständlich keine fixe Lichtlage zu Stande, so lange die Zweige nicht in dauernde Ruhelage gekommen sind. Wenn aber die Zweige an den Stützbäumen sich festgesetzt haben, so kömmt dieselbe zu Stande, falls die Blätter noch wachsthumsfähig sind. Bei den drei genannten Lianen stellen sich die Blätter senkrecht auf das stärkste diffuse Licht.

Zum Schlusse möchte ich noch einen besonders interessanten Fall, der bei manchen Palmen mit gefiedertem Laube und bei einigen Cycadeen zu beobachten ist, in Kürze schildern.

Die Blattflächen dieser Gewächse haben die Tendenz, aus der zum Stamme tangential gelagerten Richtung, in welcher sie sich in der ersten Zeit ihrer Entwicklung befinden, in eine tangential schiefe bis radiale überzugehen. Im Jugendzustande hoch aufgerichtet, sind sie der Wirkung der Zenithstrahlen weniger ausgesetzt. Würden sie sich aber, tangential weiterwachsend, stärker gegen den Horizont neigen, so wären sie sehr grossen Lichtintensitäten ausgesetzt. Indem sie nun die radial schiefe oder gar die radiale Lage einnehmen, in welchem letzteren Falle ihre Blattflächen in der verticalen Richtung sich befinden, fällt das Zenithlicht nur mit sehr gemilderter Stärke auf sie nieder. Mit der Weiterentwicklung der Krone gelangen diese Blätter, durch Umkehrung ihrer Bewegung, wieder in die zur Stammaxe tangentiale Richtung. Nunmehr stehen über ihnen schon so viele jüngere Blätter, dass das Sonnenlicht nur mehr geschwächt und vorübergehend auf sie einwirkt.

Ich habe diese Erscheinung am schönsten bei einer nicht bestimmten aus Calcutta stammenden *Phoenix*-Art beobachtet, welche ihrer Schönheit halber in zahlreichen Exemplaren an bevorzugten Plätzen des Buitenzorger Gartens gezogen wird.

Die Stämme dieser Bäume haben bisher nur eine Höhe von 0·3—1 *m* erreicht, aber die reich entwickelte Krone besteht aus zahlreichen Blättern, welche eine Länge bis zu 3·5 *m* besitzen.

Die Blätter dieser *Phoenix*-Art treten stark aufgerichtet aus der Knospe hervor und erreichen in zur Stammaxe tangentialer Fläche etwa $^3/_4$ ihrer natürlichen Länge. Bei weiterer Entwicklung auf frei exponirtem Standorte entziehen sie sich dadurch der Wirkung des stärksten vom Zenith einfallenden Sonnenlichtes, dass sie aus der tangentialen Richtung schliesslich in die radiale übergehen, wobei im günstigsten Falle das Blatt in die Verticalebene zu liegen kömmt. Das Blatt ist daher in der Verticalebene gekrümmt, indem eine der Seiten des Blattstieles convex nach oben gekrümmt ist. Es ist nunmehr sowohl die Oberseite als die Unterseite des Blattes vertical geworden. Eine Beziehung der Lage der Oberseite des Blattes zum Sonnenstande lässt sich nicht nachweisen, und auch eine in der Organisation der Pflanze begründete

Lagerung der Oberseiten lässt sich nicht constatiren. Was sich aber mit Zuhilfenahme der photometrischen Untersuchung constatiren lässt, ist die Thatsache, dass die morphologische Oberseite des vertical aufgerichteten Blattes nach jener Seite gekehrt ist, von welcher das stärkere diffuse Licht kömmt.

Indem die Krone des Baumes sich weiter entwickelt und die älteren Blätter von den jüngeren so stark beschattet werden, dass die Wirkung des directen Sonnenlichtes stark gemässigt wird, kehren die vertical gestellten Blätter ihre Richtung um und gelangen wieder in die tangentiale Lage zurück, wobei die Blätter so gestellt sind, dass sie das stärkste diffuse Licht zu empfangen scheinen. Wegen der Krümmung der Blattfläche lässt sich begreiflicherweise die Beziehung der Blattlage zum einfallenden Lichte nicht so leicht und sicher constatiren als bei kleineren Blättern, deren Lamina in einer ebenen Fläche gelegen ist.

Es hat also auch hier nur den Anschein, als würden die Blätter bezüglich ihrer Lage dem stärksten Lichte unterworfen sein. Die schliessliche fixe Lichtlage des Blattes entspricht vielmehr am meisten dem oben vorgeführten ersten Typus. Eine wesentliche Abweichung von den vorgeführten vier Typen besteht nur darin, dass die Blätter der genannten Palme in einem weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium der Wirkung des stärksten Sonnenlichtes entzogen sind.

Durch das höchst charakteristische Verhalten dieser *Phoenix*-Art werden zahlreiche Fälle der Blattlage von Palmen und Cycadeen verständlich.

Ich begnüge mich damit, die thatsächlichen Verhältnisse der in den Tropen zu beobachtenden Fälle von fixer Lichtlage der Blätter in Kürze beschrieben zu haben, mir vorbehaltend, bei späterer Gelegenheit den inneren Znsammenhang der vorgeführten Typen und im Anschluss an meine diesbezüglichen früheren Untersuchungen[1] die Frage des Zustandekommens

---

[1] Wiesner, l. c. ferner: Wiesner, Über das mechanische Zustandekommen von spontaner Nutation und fixer Lichtlage etc. Botanische Zeitung. 1884. S. 657 ff.

dieses merkwürdigen Phänomens zu erörtern. Soweit meine bisherigen Untersuchungen reichen, kömmt die fixe Lichtlage auch bei den tropischen Gewächsen durch das Zusammenwirken derselben Factoren (spontane und paratonische Nutationen, Belastungseinflüsse und specifische zur Fixirung der Lage führende Wirkungen des Lichtes auf die direct beschienenen Gewebe) zu Stande, welche auch für die Gewächse der gemässigten Zone massgebend sind.[1]

II. Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Gewächse.

Das Chlorophyll ist bekanntlich eine sehr lichtempfindliche Substanz. In verdünnten Lösungen oder in kleiner Menge ein Chlorophyllkorn tingirend, wird es rasch durch das Licht zerstört. Es müssen desshalb Einrichtungen, namentlich zum Schutze junger chlorophyllführender Organe vorhanden sein.

Ich habe mich zuerst eingehend mit diesem Gegenstande beschäftigt und eine Reihe von Einrichtungen zum Chlorophyllschutz nachgewiesen.[2] Meine Beobachtungen wurden später von A. Weiss, Johow, G. Haberlandt u. a. bestätigt und erweitert.

Da die bisher angestellten diesbezüglichen Untersuchungen sich hauptsächlich auf die Flora der gemässigten Zone beziehen, so lag es nahe, die betreffenden Verhältnisse in den Tropen zu studiren, namentlich um zu sehen, durch welche Einrichtungen sich die Pflanze gegen die daselbst bei freier Exposition herrschenden hohen Lichtintensitäten schützt.

Die grosse Mannigfaltigkeit der tropischen Pflanzenformen spricht sich unter Anderem in einer auffälligen Verschiedenartigkeit der Laubfärbung aus. Vorherrschend ist allerdings ein sattes Grün der Laubmassen. Aber es sind nicht nur alle erdenklichen Nuancen des Grün ausgeprägt, andersgefärbtes, auch buntes Laub nicht selten, sondern, und das interessirt uns hier

---

[1] Die grosse Bedeutung des diffusen Lichtes für die Herstellung der fixen Lichtlage sonnenständiger Tropengewächse wird in dem nächstfolgenden dem Chlorophyllschutz gewidmeten Aufsatz dem Verständniss näher gebracht werden.

[2] Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls der lebenden Pflänze. Festschrift der k. k. zool. botan. Gesellschaft. Wien, 1876.

besonders, die Blätter nicht weniger Gewächse, welche die Fähigkeit haben, Chlorophyll zu bilden, und es in schattiger Lage thatsächlich bilden, nehmen im Sonnenschein eine gelbliche bis weisse Farbe an. In den Gärten und Anlagen der indischen Städte, z. B. in Bombay, Colombo, Penang und Singapore muss Jedermann das helle Gelb bis Weiss des Laubes der massenhaft als Alleebaum oder als sonstiger Zierbaum gepflanzten *Pisonia alba* Spanogh. auffallen. Es ist dies ein auf den Molukken einheimisches Holzgewächs aus der Familie der Nyctagineen. Aber auch sonst gibt es noch manche Gewächse in den tropischen Gärten mit durch das Licht unterdrückter Chlorophyllbildung.

Sieht man einstweilen von den mit buntem Laub versehenen Gewächsen ab, so prägt sich im tropischen Vegetationsgebiete zweierlei aus: erstlich das Vorherrschen tief grüner Pflanzen, bezüglich welcher es keinem Zweifel unterliegen kann, dass sie des vollkommensten Chlorophyllschutzes theilhaftig wurden, und zweitens die Thatsache, dass daselbst ausschliesslich auf die Kohlensäureassimilation, mithin auf Chlorophyllschutz angewiesene Pflanzen existiren, welche, wenigstens bei freier Exposition, eine so mangelhafte Chlorophyllbildung aufweisen, dass sie den extremen Beleuchtungsverhältnissen der Tropen nicht angepasst erscheinen.

Ich werde in der folgenden kurzen Darstellung zweierlei zeigen: erstlich, welche Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls in den Tropen vorherrschen, wobei besonders Rücksicht auf die für die Tropen specifischen Einrichtungen genommen werden soll, und zweitens, auf welchen Ursachen der mangelhafte Chlorophyllschutz bei *Pisonia alba* und anderen sich ähnlich verhaltenden Pflanzen beruht.

Es sind alle Arten von Schutzeinrichtungen, welche ich an europäischen Gewächsen nachgewiesen habe, auch hier zu finden, namentlich bei schattenständigen Bäumen und Sträuchern, freilich in mancherlei Verstärkung oder Abänderung.

So, um auf einen besonders häufigen Fall hinzuweisen, kommen jene im Dienste des Chlorophyllschutzes stehenden Blattbewegungen, die ich zuerst bei *Robinia Pseudoacacia* nach-

gewiesen habe, und für welche später Johow,[1] meine Beobachtungen bestätigend, neue, andere Pflanzen betreffende Belege gebracht hat, in den mannigfachsten Abänderungen hier vor. Bei *Calliandra Sancti Pauli* Hassk. (Mimosee) sind die jungen Blätter wie bei *Robinia* durch Haarfilz und Blattfaltung vor intensivem Lichte geschützt, und es geht bei hohem Sonnenstande die Blattbewegung so wie bei dieser Pflanze vor sich; es wird aber die Schutzeinrichtung noch dadurch vervollkommnet, dass das heranwachsende Fiederblatt sich stark nach abwärts bewegt und in einer Fläche ausgebreitet ist, so dass erst bei sehr hohem Sonnenstande eine Bewegung der Blättchen des Fiederblattes erforderlich wird und bei der nicht selten vorkommenden vertical nach abwärts gerichteten Lage des Blattes auch ganz unterbleiben kann. Es scheint mir dies im Vergleiche zu *Robinia Pseudoacacia* eine vortheilhafte Einrichtung zu sein. Denn während bei höchstem Sonnenstande die Oberseiten der Fiederblättchen von *Robinia* sich berühren, mithin in dieser Lage überhaupt kein auffallendes Licht geniessen, sind die Oberseiten der Fiederblättchen der *Calliandra Sancti Pauli* unter gleichen Verhältnissen gewöhnlich von starkem diffusen Lichte beleuchtet. Ähnlich, wenn auch nicht in demselben Masse, verhalten sich auch einige andere *Calliandra*-Species. Es scheint hier häufig vorzukommen, dass Blätter, welche ihre Lage mit dem Sonnenstande ändern, die Oberseiten ihrer Fiederblättchen freihalten und diffuses Licht geniessen. Es wird dies aber in sehr mannigfaltiger Abänderung erreicht. So stellen sich die Blättchen mancher Leguminosen so nach abwärts, dass die oberen Blattflächen nach aussen gerichtet sind. Bei einigen *Cassia*-Arten, ferner bei *Octarium senegalense* beobachtete ich, dass die Fiederblättchen sich bei hohem Sonnenstande nicht in die Mediane des Blattes zu stellen trachten, wie dies bei *Robinia* der Fall ist, sondern in der verticalen Stellung mit dem gemeinschaftlichen Blattstiel Winkel bis zu 90° bildeten. Dabei bleibt die Fläche des Blättchens, obgleich dem directen Zenithlicht entzogen,

[1] Johow, Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. XV. (1884).

frei und geniesst diffuses Licht. Dieses Freihalten der Oberseiten der Blättchen scheint den Doppelzweck zu haben die im heissfeuchten Tropengebiete sehr eingeschränkte Transspiration nicht zu stören und auch bei Verticalstellung des Blattes die Assimilation durch starkes diffuses Licht zu ermöglichen. Für einen so ausgesprochen xerophilen Baum wie *Robinia* scheint die Depression der Transpiration durch Aneinanderlegen der Blattoberseiten von Vortheil zu sein. Es muss indess erst durch den Versuch festgestellt werden, ob die genannte Lage factisch die Transpiration herabsetzt; denn es hört wohl die oberseitige Transpiration in Folge der Berührung der Blattoberseiten auf, und wegen Mangel an Lichteinstrahlung ins Chlorophyll wird auch die Transpiration der unteren Blattfläche vermindert; aber anderseits wird auch eine gewisse Steigerung der Verdunstung durch die Aufrichtung der stark transpirirenden Unterseiten der Blättchen zweifellos eintreten. Fiederblätter mancher Leguminosen, welche frühzeitig ihre Oberseiten dem Lichte entgegenstellen und nur unvollkommen durch das Sonnenlicht eingeleitete Variationsbewegungen machen, verlieren, wenn sie nicht im Schatten des eigenen oder im Schatten fremden Laubes stehen, einen Theil des gebildeten Chlorophylls, wie dies beispielsweise bei *Albizzia rufa* Benth. von mir beobachtet wurde.

Weit häufiger als bei uns wird in den Tropen das Chlorophyll namentlich der jungen, aber auch der ausgebildeten Blätter durch starke Reflexion der Blattoberseiten vor Zerstörung durch das Licht bewahrt, worüber sich bereits Haberlandt[1] ausgesprochen hat.

Die wichtigsten specifischen Schutzeinrichtungen zur Erhaltung des Chlorophylls der Laubmassen von Gewächsen der feuchttropischen Gebiete sind durch folgende Momente gegeben:

1. Das Blatt behält lange seinen turgorlosen Zustand und ist dadurch befähigt, vertical herabzuhängen. Dadurch ist bereits ein grosser Schutz geboten, da das intensive Zenithlicht an diesen Blättern vorbeigeht, und die intensiven durch hohen

[1] L. c. S. 105.

Sonnenstand gegebenen Strahlen nur sehr abgeschwächt in das Blatt eintreten können.

Mit dem genannten Zustande der Blätter steht noch eine andere Eigenthümlichkeit häufig in Verbindung. Es wird nämlich die Massenerzeugung des Chlorophylls weit hinausgeschoben. Die Blätter einer *Cynometra* aus Trinidad hatten bereits vier Fünftel der normalen Grösse erreicht, waren noch ganz turgorlos und enthielten nur sehr wenige kaum ergrünte Chlorophyllkörner, welche häufig von Chlorophyll-Plastiden nicht zu unterscheiden waren. Ähnlich so verhielten sich die Blätter von *Connarus* sp. Bei *Theobroma Cacao* hatten die Blätter etwa die Hälfte der Grösse erreicht, hingen turgorlos herab, waren noch im halb-meristematischen Zustande und führten nur relativ wenige und kaum ergrünte Chlorophyllkörner. Erst wenn durch andere Schutzeinrichtungen das zu den Blättern gelangende Licht stark abgeschwächt wird, geht rasch Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung vor sich und es tritt starkes Ergrünen ein, indem unter den gegebenen Lichtverhältnissen das erzeugte Chlorophyll nicht zerstört wird. Erst mit der starken oder völligen Ausbildung des Chlorophylls beginnt das Blatt zu turgesciren und es erfolgen jene Wachsthumsbewegungen, welche zur fixen Lichtlage des Blattes führen. Da nun das völlige Ergrünen im schwachen Lichte erfolgt und die mehr oder minder fortschreitende zur fixen Lichtlage führende Aufrichtung des Blattes unter der Deckung von oft sehr reich entwickelten Laubmassen erfolgt, so wird man die hohe Bedeutung des diffusen Lichtes für die Herstellung der fixen Lichtlage sonnenständiger Tropengewächse verständlich finden.[1]

Die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls bei Tropengewächsen mit turgorlos herabhängendem jungen Laub werden noch auf mannigfaltig andere Weise verstärkt, vorzugsweise durch passende Faltung, starke Haarbedeckung oder stark lichtreflectirende Oberflächen, durch Anthokyanbildung etc.

Einige Beispiele sollen diese Verhältnisse anschaulich machen.

---

[1] Siehe S. 22, Anmerkung.

Bei *Amherstia nobilis* Wallr. (javanische Leguminose) hängt das unergrünte Fiederblatt lange schlaff herunter, oft eine Länge von 0·5 *m* erreichend. Anfangs ist jedes Fiederblättchen so zusammengelegt, dass die Oberseiten sich berühren. Auf die Blattoberseiten kann in diesem Entwicklungsstadium überhaupt kein Licht fallen, und die vertical gerichteten Unterseiten sind in Folge der Lage der Wirkung des starken directen Sonnenlichtes entzogen. So lange die Blättchen noch zusammengefaltet sind, stehen sie insoferne frei, als die oberen die unteren nicht decken. Indem sich aber die Blattseiten von einander abheben, beginnen die Blättchen schon gegenseitig sich zu überlagern, und zwar decken die oberen Blättchen die unteren. Die gegenseitige Deckung kann so weit gehen, dass drei über einander liegende Blättchen sich decken, und wenn das hängende Blatt zur Stammaxe tangential gestellt ist, können sechs Blättchen in der Richtung von dem am meisten bis zu dem am wenigsten beleuchteten Blättchen hintereinander zu liegen kommen. Die herabhängenden Blätter bilden zudem oft einen förmlichen Busch, wodurch eine starke Beschattung der innen liegenden Blätter bewirkt wird. Tiefbeschattet bilden die fast herangewachsenen Blätter das Chlorophyll vollkommen aus.

In den noch gefalteten und in den schon ausgebreiteten, aber noch herabhängenden Blättchen treten nun kleine Chlorophyllkörner auf, auch sichtlich weniger als in den herangewachsenen, woraus zu schliessen ist, dass die in den noch schlaffen Blättern befindlichen Chlorophyllkörner in Theilung begriffen sind.

Ich werde später zeigen, dass in den jungen Blättern vieler Tropengewächse Anthokyan den Chlorophyllschutz verstärkt. Es ist dies auch bei dem Blatte der *Amherstia* der Fall. Es tritt hier aber das Anthokyan, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, nicht in der Palissaden-, sondern in der Schwammschichte des Mesophylls auf. Da aber das junge Blatt derart gefaltet ist, dass das Licht nur durch das Schwammparenchym zum Palissadenparenchym gelangen kann, so sieht man, dass das Anthokyan auch das Chlorophyll der Palissadenschichte zu schützen befähigt ist.

Noch habe ich zu bemerken, dass das Chlorophyll der Nebenblätter der Blattstiele und Hauptnerven sich nur unter dem Schutze des über dem jungen Blatte befindlichen älteren Laubes bildet. Die genannten Organe sind schon ziemlich grün gefärbt, wenn die jungen Blättchen sich noch in Faltung befinden, in welcher Zeit letztere nur ausserordentlich geringe Quantitäten von Chlorophyll enthalten.

Bei *Croton drupaceum* Roxb. (Euphorbiacee, Ostindien) und *Jodes ovalis* Bl. (Olacacee) liegt wieder der anfängliche Schutz des Chlorophylls in einer anderen Einrichtung: die jungen, aus der Knospe heraustretenden und sofort dem Lichte ausgesetzten Blätter befinden sich in einer lichtdämpfend wirkenden Filzhülle. Noch auffallender fand ich diese Art des Chlorophyllschutzes bei einer Klimmpflanze ausgeprägt, welche mir als *Argyreia spectabilis* bezeichnet wurde. Bei *Croton drupaceum* und der letztgenannten Pflanze löst sich später der Haarfilz an der Oberseite ab, wenn das Ergrünen bereits eingetreten ist, während es an der Unterseite erhalten bleibt. Während dieser Ablösung des Haarüberzuges haben die Blätter die hängende Lage erreicht, durch welche ihnen ein neuer Schutz zur Erhaltung des Chlorophylls geboten ist. In dieser Lage vollendet sich die Chlorophyllbildung und gleichzeitig gehen die Blätter in die fixe Lichtlage über. Bei *Jodes ovalis* verliert sich an beiden Seiten des Blattes der Haarüberzug frühzeitig und beinahe vollständig.

Auch bei *Connarus villosus* Benth. et Hook. (Connaracee, Java) sind die jungen Blätter filzig und erscheinen später kahl. Sie haben bereits zwei Drittel der normalen Länge und manchmal noch mehr erreicht und erscheinen fast weiss, so gering ist die Chlorophyllmenge, wie man sich auch durch die mikroskopische Untersuchung überzeugen kann. Es entwickeln sich 3—6 weisse vertical herabhängende, sich nur wenig beschattende Fiederblätter. Gerade bei dieser Pflanze kann man sich leicht überzeugen, dass die verspätete Chlorophyllbildung nicht auf Lichtmangel, sondern auf in der Organisation der Pflanze begründete Eigenthümlichkeiten zurückzuführen ist. Denn ob die jungen Fiederblätter tief im Schatten des völlig ergrünten Laubes sich befinden oder ob sie frei dem

Lichte exponirt sind: in beiden Fällen wachsen sie beträchtlich heran, ohne zu ergrünen. Ich habe mich bei dieser Pflanze auch durch das Experiment überzeugt, dass die verspätete Chlorophyllbildung nicht auf Lichtmangel zurückzuführen ist, indem ich im Lichte gebildete Fiederblätter partiell verdunkelte, was nicht dazu beitrug, das Ergrünen zu befördern. Man kann hieraus ersehen, dass die später sich einstellende reichliche Bildung der Chlorophyllkörner dieser Gewächse nicht bloss auf Beleuchtungsverhältnissen, sondern auch auf specifischen Organisationseigenthümlichkeiten beruht. Erst nach Ablauf einer bestimmten Entwicklungsperiode gewinnen diese Chlorophyllkörner die Fähigkeit sich reichlich zu vermehren und es bleibt die in ihnen bei gemilderter Lichtintensität entstandene Chlorophyllsubstanz erhalten. Tief ergrünt sind aber die Chlorophyllkörner intensivem Lichte gegenüber sehr resistent.

Bei *Bauhinia Vahlii* hängt die Blattspreite des jungen Blattes häufig sehr genau in einer Verticalebene an dem aufgerichteten Blattstiel hinab. Im Jugendzustande ist das Blatt sackförmig, die zusammengelegten Blattflächen sind nicht von einander abzuheben und es macht den Eindruck, als wenn die Blatthälften am Rande zu einem Sacke verwachsen wären. Thatsächlich sind sie in einer anderen merkwürdigen Weise mit einander verbunden. Am Blattrande entwickelt sich frühzeitig ein mit Haaren dicht bedeckter Wulst, und die Haare greifen vom Rande her so dicht in einander, dass es sehr schwer ist, die Blattränder von einander zu trennen; häufig reisst bei dem Versuche, die Blatthälften von einander durch das Skalpell zu trennen, die Blattfläche ein. Es ist also im Jugendzustande eine so dichte Verbindung der Blatthälften hergestellt, dass auf die Oberseite des Blattes kein Licht auffallen kann.[1] Die freien Unterseiten dieser sackartigen Blätter sind mit einem als Lichtdämpfer wirkenden Haarüberzug

[1] Auch bei zahlreichen anderen Tropenpflanzen sind die Hälften der jungen Blätter sehr dicht mit einander verbunden, so dass die Blattoberseiten in dieser Zeit für das auffallende Licht nicht zugänglich sind; unter anderen ist dies bei der früher genannten *Amherstia* der Fall, wo aber die Hälften des Blattes nicht durch Randhaare, sondern in Folge von Adhäsion der Oberseiten mit einander verbunden sind.

versehen. Unter dem Schutz der Verticallage und der zuletzt geschilderten Einrichtungen beginnt das Chlorophyll sich wirklich zu entwickeln.

Sehr eigenartig sind die Schutzeinrichtungen bei *Dryobalanops aromaticus* Gärt. Das junge Blatt hängt vertical gefaltet herab, wobei die Oberseiten sich dicht berühren. In dieser Lage breitet sich das Oberblatt aus, wobei rasch und reichlich Anthokyan gebildet wird. Unter dem Schutz des Anthokyans entwickelt sich das Chlorophyll. Mit der vollständigen Ergrünung verschwindet das Anthokyan.

Es ist während der Entwicklung der einzelnen Sprosse immer nur ein rothes Blatt vorhanden. Diese Erscheinung ist sehr auffällig. Obgleich ich eine grosse Zahl von Sprossen gesehen habe, fand ich doch niemals eine Ausnahme. Herr Dr. van Romburgh, dem diese merkwürdige Eigenthümlichkeit bekannt war, machte mich auf folgende Besonderheit dieser Pflanze aufmerksam. Indem sich das anthokyanbildende Blatt ausbreitet, legen sich die Blatthälften nicht direct in eine Ebene; es rollt sich vielmehr jede Hälfte derart der Länge nach ein, dass die Oberseiten convex werden. Hierauf erfolgt erst die Ausbreitung der rothen Blätter in einer Ebene.

Dass auch Pflanzen in den Tropen existiren, bei welchen das späte Ergrünen der Blätter im aufgerichteten Zustande erfolgen kann, dafür gibt *Ancistrocladus Vahlii* Arnh. (Dipterocarpee) ein ausgezeichnetes Beispiel. Das Blatt hat etwa zwei Drittel der normalen Lage schon erreicht, und doch ist es noch sehr schwach ergrünt. Anfangs stark aufgerichtet, ist es gegen intensiveres Licht geschützt. Indem es sich der fixen Lage nähert und dabei vorübergehend starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt ist, hat es zwei Behelfe, um das sich nunmehr reichlich bildende Chlorophyll vor Zerstörung zu bewahren: die stark lichtreflectirende Oberfläche, welche sich bei dieser Pflanze sehr frühzeitig ausbildet, und schon an den noch kurzen und noch aufgerichteten Blättern wahrzunehmen ist, und das die rasche Chlorophyllbildung begleitende Auftreten von Anthokyan.

Es würde zu weit führen, weitere Specialfälle von Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls mitzutheilen. Ich

bemerke nur, dass die Mannigfaltigkeit dieser Einrichtungen in den Tropen eine ausserordentlich grosse ist.

Einige zusammenfassende Bemerkungen über die specifische Art des Chlorophyllschutzes in den Tropen mögen hier noch Platz finden.

Es ist von Kerner[1] zuerst auf das Anthokyan als ein Schutzmittel gegen die Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht hingewiesen worden. Es wurde von dem genannten Forscher die uns hier sehr interessirende Thatsache constatirt, dass gerade bei Alpenpflanzen diese Art der Schutzeinrichtung häufig zu finden ist, und dass Pflanzen, welche sowohl in der Ebene als in den Alpen vorkommen, gerade in der Höhenregion die Tendenz zeigen, das in Bildung begriffene Chlorophyll durch Anthokyan vor der zerstörenden Wirkung des grellen Lichtes zu schützen.

Die gesteigerte Lichtintensität in der alpinen Region macht das relativ häufige Auftreten von Anthokyan in den ergrünenden Organen der dortigen Pflanzen verständlich. Noch begreiflicher muss man aber das überaus häufige Vorkommen des Anthokyans bei den Pflanzen der Tropen finden. Die Zahl der tropischen Holzgewächse, deren Blätter zur Zeit der Chlorophyllbildung Anthokyan führen, ist eine enorm grosse, und schon aus den oben angeführten charakteristischen Beispielen der Schutzeinrichtungen ist zu ersehen, welche grosse Rolle dieser Körper in der genannten Richtung spielt. Es werden aber die vorgeführten Beispiele auch zeigen, dass das Anthokyan, indem es einen Theil jener Lichtstrahlen, welche auf das Chlorophyll zersetzend wirken, absorbirt, nicht das einzige Mittel ist, dessen sich die tropischen Pflanzen zum Schutze des Chlorophylls bedienen, sondern dass es gewöhnlich nur ein Glied in der Kette zusammenwirkender Mittel repräsentirt.

Es scheint, als würde das Anthokyan bei manchen zumal tropischen Gewächsen auch dazu bestimmt sein, das völlig ausgebildete Chlorophyll zu erhalten, während seine gewöhnliche Aufgabe darin besteht, die Entwicklung des Chlorophyllkorns insoferne zu begünstigen, als es durch

[1] Pflanzenleben. Bd. II, S. 504.

Absorption von Licht die Zerstörung der bereits gebildeten Chlorophyllsubstanz hintanhält. Vergleicht man die durch Anthokyan roth oder bunt gefärbten *Acalypha*-Arten mit den anthokyanfreien Formen, welche nicht selten ein verbleichtes, kränkliches Aussehen besitzen, so wird man den Gedanken kaum zurückweisen können, dass das üppige Gedeihen der ersteren auf den durch Anthokyan herbeigeführten Chlorophyllschutz zurückzuführen sei. Ich werde weiter unten noch Gelegenheit haben, diese Auffassung näher zu begründen. Auch das späte Auftreten von oft grossen Anthokyanmengen in den Blättern vieler bunter *Croton*-Arten und Varietäten, zu einer Zeit, wo die dem Lichte frei exponirten Blätter die Tendenz haben, aus der aufgerichteten in die quere Lage überzugehen, in welcher sie, wenigstens zeitweilig, sehr hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, legt den Gedanken nahe, dass auch bei diesen Pflanzen das Anthokyan zur Erhaltung des gebildeten Chlorophylls dienlich sein mag.

Von hoher Wichtigkeit für den Chlorophyllschutz der tropischen Laubblätter ist, wie schon oben angeführt wurde, die lange Andauer des turgorlosen Zustandes der Blätter, welcher Zustand ihr verticales Hinabhängen bedingt und das mit dem turgorlosen Zustande im zeitlichen, vielleicht auch im ursächlichen Zusammenhange stehende weite Hinausschieben der Bildung des Chlorophylls.

Über die hierbei sich einstellenden Zustände der Gewebe, der Zellen und Zellinhaltskörper habe ich bisher nur wenige mikroskopische Untersuchungen angestellt, hoffe aber nach meiner Zurückkunft nach Wien mit dem betreffenden reichlich gesammelten und gut conservirten Materiale etwas zur Klärung der Frage über das merkwürdige Verhalten dieser so lange im turgorlosen Zustande verharrenden Blätter beitragen zu können.

Auf Grund der bisher ausgeführten mikroskopischen Untersuchungen, an denen auch Herr Dr. Figdor in dankenswerther Weise Antheil genommen hat, lässt sich vorläufig Folgendes sagen:

1. In den untersuchten Fällen erscheint die Gewebedifferenzirung, namentlich im Mesophyll, meist weit hinausgeschoben. So haben die Blätter von *Theobroma Cacao* schon

die halbe Länge erreicht und doch erscheint das Mesophyll noch homogen. In manchen Fällen (*Connarus* sp. *Dryobalanops* und andere) ist indess in diesem Entwicklungsstadium eine Differenzirung des Mesophylls in Palissadenparenchym und Schwammparenchym bereits wahrnehmbar.

2. In den ersten Entwicklungsstadien kommen in den Blättern Chlorophyllplastiden vor, welche in den halbherangewachsenen noch turgorlosen Blättern gewöhnlich nicht mehr anzutreffen sind. Dafür erscheinen kleine in Theilung begriffene sehr blassgrüne Chlorophyllkörner. Seltener scheinen auch noch Chlorophyllplastiden in diesem Entwicklungsstadium neben kleinen Chlorophyllkörnern vorzukommen (*Connarus* sp.). Gegen Ende des plastischen Zustandes des Blattes tritt — unter dem Schutz der höher stehenden Blätter oder überhaupt nach Erreichung ausgiebigen Lichtschutzes — reichliche Chlorophyllkorntheilung und alsbald unter Wachsthum der Chlorophyllkörner starkes Ergrünen ein. Vergleicht man die grossen, aber noch plastisch herabhängenden Blätter mit den völlig herangewachsenen in Bezug auf die Zustände der Chlorophyllkörner, so erkennt man deutlich: erstens dass eine Vermehrung, und zweitens dass Wachsthum der Chlorophyllkörner in weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadien der Blätter stattgefunden haben musste.

Bei unseren Gewächsen sind es, wie ich in der oben citirten Abhandlung genau auseinandergesetzt habe, in der Regel die älteren Blätter, welche beim Ergrünen als Schutzorgan der jüngeren dienen. Es kömmt dies auch bei vielen, namentlich schattenständigen Tropenpflanzen vor. Sehr häufig kömmt aber bei tropischen Gewächsen der auf den ersten Blick ganz paradox klingende Fall vor, dass die jüngeren Blätter, und zwar durch Deckung, den älteren als Schutz bei der Chlorophyllbildung dienen. An aufrechten Sprossen mit hängenden Blättern ist dies Regel, kömmt indess auch bei aufrechten Sprossen mit ausgebreiteten (also nicht hängenden) Blättern vor, wenn dieselben nur die Fähigkeit haben, die Chlorophyllbildung weit hinauszuschieben.

Wie schon oben bemerkt, ist an mancher Tropenpflanze ein unvollkommener Chlorophyllschutz zu beobachten. Es

wird in solchen Fällen das Chlorophyll, zumal älterer Blätter, theils partiell, theils vollständig in dem Masse zerstört, dass die betreffenden Gewächse in Folge ihrer gelblichen bis weisslichen Laubfärbung ein sehr auffälliges Aussehen annehmen.

Ausser bei der schon oben genannten *Pisonia alba*, welche als Prototyp einer bezüglich des Chlorophyllschutzes unvollkommen eingerichteten Pflanze dienen kann, habe ich die gleiche Erscheinung, wenn auch nicht in dem Masse der Ausbildung, noch an *Hedycarpus elegans* Hassk., *Acalypha illustris* Hort. (Euphorbiacee), an der gleichfalls häufig cultivirten *Panax Victoriae* Hort. (Araliacee) und einigen anderen Gewächsen beobachtet.

Diese Erscheinung ist nicht zu verwechseln mit dem weiten Hinausschieben der Chlorophyllbildung bei Gewächsen, deren jugendliche Blätter kein Anthokyan führen, und desshalb lange weisslich, blass grünlich oder blass grüngelblich erscheinen, wie dies beispielsweise bei *Connarus villosus* der Fall ist. Beide Erscheinungen sind gewöhnlich rasch dadurch von einander zu unterscheiden, dass im ersteren Falle vorzugsweise die älteren, im letzteren stets die jüngsten Blätter arm an Chlorophyll sind. Auch sind die Blätter der Pflanzen ersterer Kategorie im Jugendzustande, wenn sie nämlich die Knospe verlassen haben, schon ziemlich reich an Chlorophyll. Während aber diese Pflanzen stets chlorophyllreich werden, wenn sie der Wirkung starken Sonnenlichtes entzogen sind, bilden die Blätter der Pflanzen letzterer Kategorie im Jugendzustande selbst im tiefen Schatten nicht mehr Chlorophyll als im starken Lichte.

Ich hatte Gelegenheit, diese Verhältnisse genau an *Pisonia alba* zu studiren, da mir in Kübeln cultivirte Bäumchen zu Gebote standen, ich mithin an einer und derselben Pflanze die Beleuchtungsverhältnisse nach Belieben ändern konnte.

Einzelne Exemplare cultivirte ich im grellen Sonnenlichte, andere bei andauernd starker Beschattung. Die Blätter der ersteren nahmen eine grüngelbliche, gelbe, weissliche bis rein weisse Farbe an, die Blätter der letzteren waren durchaus lebhaft grün gefärbt.

Vergleicht man die jungen und noch aufgerichteten etwa 1—2 *cm* langen Blätter der Licht- und Schattenexemplare,

so findet man im Ergrünungszustand nur geringe Unterschiede: die aufrechte Stellung schützt eben diese jungen Blätter vor Zerstörung des Chlorophylls durch starkes Licht. Die nächst älteren Blätter sind aber an den Licht- und Schattenexemplaren bereits stark verschieden. Diese Blätter haben bereits die fixe Lichtlage erreicht, wobei sie dem Sonnenlichte eine stark geneigte bis horizontale Fläche darbieten. In weiteren Entwicklungsstadien tritt der Unterschied noch stärker hervor, indem die Sonnenblätter eine gelbe bis weisse Farbe annehmen, während die Schattenblätter sehr lebhaft grün gefärbt sind. Bei den Sonnenblättern kann man die Wahrnehmung machen, dass Theile derselben, welche von den jüngeren Blättern beschattet sind, ihr Grün mehr oder weniger erhalten.

Werden die in der Sonne gebleichten Exemplare in den Schatten gebracht, so ergrünen die noch stark wachsenden Blätter, wenigstens an jenen Stellen, welche in der Sonne grünlich bis gelb geworden sind. Die weiss gewordenen Theile dieser Blätter bilden im Schatten keine Chlorophyllsubstanz. Ausgewachsene in der Sonne gelb oder weiss gewordene Blätter erzeugen im Schatten kein Chlorophyll mehr, sondern lösen sich alsbald vom Stamme los.

Bei der mikroskopischen Untersuchung ergibt sich, dass die gelb gewordenen Blätter unter Beibehaltung der Gestalt der Chlorophyllkörner die Chlorophyllsubstanz mehr oder minder vollständig verloren haben. Sie erscheinen noch durch Xanthophyll (Eliolin) gefärbt, und in diesem Zustande sind sie, falls das Blatt noch wachsthumsfähig ist, noch ergrünungsfähig. Wenn aber auch das Xanthophyll der Chlorophyllkörner durch das Licht zerstört worden ist, haben dieselben die Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, eingebüsst.

Trotz sonnigen Standortes nimmt das Blatt der *Pisonia alba* sehr frühzeitig eine fixe Lichtlage an, bei welcher es der stärksten Lichtwirkung ausgesetzt ist. Da nun das Blatt dieser Pflanze jene Eigenschaften, durch welche es sich während seiner Entwicklung vor Zerstörung des Chlorophylls bewahren kann, nicht angeeignet hat, als da sind: Hinausschiebung der Chlorophyllbildung, vertical abwärts gerichtete Lage, Ausbildung von Anthokyan, dichter Haarfilz etc., so ist

es gegen die starken Angriffe des Lichtes wehrlos. Ohne jedes Experiment ist ersichtlich, dass das lebende noch wachsende Blatt dieses Baumes durch starke Lichtwirkung einen grossen Theil seiner grünen Substanz oder geradezu alles gebildete Chlorophyll einbüsst. *Pisonia alba* besitzt mithin nicht die für ihren Standort erforderlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. Doch erhält sich diese Pflanze an sonnigen nicht zu feuchten Standorten, indem auf solchen das chlorophyllllose oder chlorophyllarme Laub erhalten bleibt und ein schirmendes Dach für das darunter liegende, nicht selten zum Theile aus Adventivsprossen hervorgegangene Laub bildet. In sehr feuchten Tropengebieten, z. B. in Buitenzorg, gedeiht dieser Baum nicht gut, da das durch das Licht verblassende Laub leicht abfällt und die meisten Triebe zu stark besonnt sind.[1]

Bei *Acalypha elegans* sind die Verhältnisse ähnliche. Auch hier sind die jungen Blätter grün, die älteren ganz verblasst. Auch hier sind die Verhältnisse der Erhaltung des Chlorophylls, besonders in späteren Entwicklungsstadien und im ausgewachsenen Zustande, ungünstig. Das mit Haarüberzug hervortretende Blatt ist vertical nach abwärts gerichtet und desshalb gegen Chlorophyllzerstörung doppelt geschützt. Während es sich langsam erhebt und in die fixe Lichtlage übergeht, bildet sich ziemlich viel Chlorophyll aus. Das Blatt hat dann etwa zwei Drittel seiner Länge erreicht. In die fixe Lichtlage gerathen, ist es aber einer so starken Sonnenwirkung ausgesetzt, dass ein grosser Theil des gebildeten Chlorophylls wieder verloren geht.

Eine bunte Varietät, welche sehr viel Anthokyan bildet, schützt das Blatt vor Chlorophyllzerstörung. Diese Varietät wird in den Gärten Indiens eben so gerne wie die verblassende Form gezogen: das Laub beider contrastirt in anmuthiger Weise mit dem tiefen Grün der Blätter anderer Holzgewächse.

[1] Ich werde in einem später folgenden Aufsatz Gelegenheit haben, die Frage zu erörtern, warum *Pisonia alba* in so feuchten Gebieten wie in Buitenzorg, wo die Beleuchtungsverhältnisse für das Gedeihen dieser Pflanze anscheinend günstigere sind als in Colombo, Penang etc., so schlecht fortkömmt.